

УДК 576.895.122 : 594.32 : 616.995

ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ МОЛЛЮСКОВ *VIITHYNIA INFLATA* ПО СТЕПЕНИ ИНВАЗИРОВАННОСТИ ТРЕМАТОДАМИ В ОЧАГАХ ОПИСТОРХОЗА¹

С. А. Безр

Приводятся результаты изучения различий в инвазированности природных популяций *B. inflata* трематодами (в том числе *Opisthorchis felineus*) в очагах описторхоза в пределах Сумской, Черниговской обл. УССР и Томской обл. РСФСР. Показано, что в условиях Украины более 1/3 всех исследованных популяций специфического промежуточного хозяина описторхиса не принимает участия в циркуляции возбудителя вследствие принципиально различных причин: резистентности к заражению и гиперинвазированности партенитами трематод.

В онтогенезе трематод, в том числе и патогенных для человека, взаимодействие между партенитами и моллюсками имеет весьма существенное значение, так как специфичность «хозяин—паразит» именно в этом звене развития крайне велика (Sturrock, 1970; Heyneman, 1971; Richards, 1975; Basch, 1976; Frandsen, 1979; Безр, 1978; Герман и др., 1983). Райт (Wright, 1979), подчеркивал, что отношения между партенитами и моллюсками настолько существенны, а штаммово-расовые различия таковы, что развития очередных партеногенетических поколений может и не происходить даже у специфических видов хозяев. К трематодным инвазиям может развиваться постоянная или временная резистентность, механизм которой до конца не выяснен (Basch, 1976; Баупе, 1980).

В отношении *Opisthorchis felineus* и его промежуточных хозяев такие исследования не проводились. Между тем известно, что ареал *O. felineus* весьма обширен и вид, вероятнее всего, имеет различия на субвидовом уровне. Сейчас укрепляется мнение в правильности такой концепции (Сидоров, 1983; Семенов, Кондинский, 1984). Результаты исследований, проводимых по экологии *B. inflata*, показывают, что в пределах своего также широкого ареала моллюски образуют локальные популяции неравномерной плотности и обладают весьма ограниченными миграционными способностями. При таких условиях популяции могут оказываться изолированными, даже находясь в относительной близости, на протяжении времени, достаточного для формирования заметных различий в их генофондах, которые могли бы отразиться и на различиях в восприимчивости к трематодам, в том числе и к *O. felineus*.

Сразу поясним, что под популяцией *B. inflata* мы понимали совокупность особей данного вида в небольших по площади, как правило, частично пересыхающих, эфтрофных пойменных водоемах — наиболее обычных местах обитания *B. inflata*. Именно в таких водоемах моллюски были найдены и отсюда были взяты выборки для последующих анализов. Мы придерживались точки зрения Тимофеева-Ресовского и соавторов (1973), которые определяют попу-

¹ При установлении видовой принадлежности моллюсков мы учли сообщение Старобогатова (1977) относительно дифференциации *B. inflata* и *B. troscheli* на основании индекса, учитывающего отношение высоты завитка к высоте устья раковины. Во всех исследованных нами популяциях моллюски разделялись по указанному индексу на *inflata* и *troscheli* приблизительно, как 1 к 3. Около 20 % особей в популяциях имели промежуточное значение индекса и формально могли быть отнесены как к одному, так и к другому виду.

ляцию, как «совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции».

Не исследованная ранее в отношении *O. felineus* и *B. inflata* проблема совместимости промежуточного хозяина и паразита включает ряд принципиальных взаимосвязанных направлений: 1) исследование субвидовой структуры видов возбудителя и промежуточных хозяев; 2) изучение гетерогенности природных популяций моллюсков по степени восприимчивости к инвазированию трематодами (в частности *O. felineus*); 3) количественная оценка роли разновосприимчивых популяций в передаче описторхоза; 4) изучение восприимчивости моллюсков из разобщенных популяций к инвазированию штаммами описторхиса (экспериментальные исследования по перекрестному инвазированию с применением современных количественных паразитологических, биохимических и гистохимических методов); 5) изучение специфичности моллюсков разных таксономических групп к инвазированию *O. felineus*; 6) изучение биологии ларвальных и партеногенетических поколений описторхиса и конкурентных взаимоотношений между партенитами различных видов трематод, паразитирующих в *B. inflata*; 7) изучение клеточного (возможно, и гуморального) иммунитета моллюсков в ответ на заражение партенитами трематод (реакции моллюсков в ответ на повторные, множественные и т. д. заражения).

По ряду из указанных направлений мы приводим результаты наших исследований, выполненных в течение 3 лет (1982—1984 гг.) в очагах описторхоза и на экспериментальных моделях, которые обобщены в 3 сообщениях. В настоящем (первом) сообщении анализируются различия в пораженности *B. inflata* из природных популяций ларвальными формами трематод, которые мы предположительно трактовали с точки зрения существования различной совместимости моллюсков и трематод. В последующих двух сообщениях приводятся экспериментальные доказательства этой гипотезы.

Работа выполнена в очагах описторхоза в пределах Сумской и Черниговской обл. СССР и частично в Томской обл. РСФСР. Методом компрессии гепатопанкреаса с последующим микроскопированием было исследовано свыше 15 400 моллюсков *B. inflata* всех возрастных групп из 130 популяций, выявленных при обследовании 624 водоемов, расположенных в окрестностях 21 населенного пункта 7 районов указанных областей СССР в бассейнах притоков Днестра (Десна, Сейм, Псел, Ворскла), Десны (Сейм, Снов) и 5 поселков Каргасокского р-на Томской обл. в бассейне р. Обь. Методы исследований, а также основные результаты, полученные при изучении экологии моллюсков, численности популяций, инвазированной трематодами, были опубликованы нами ранее (Безр и др., 1984).

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Было выявлено, что, кроме *O. felineus* (зараженность которых низкая и составляет в среднем 0.7 ± 0.03 %), моллюски *B. inflata* в исследуемых областях Украины инвазированы по крайней мере 9 видами трематод ряда семейств (табл. 1). Колебания в инвазированности моллюсков разными группами трематод в пределах каждого из обследуемых районов и речных бассейнов были незначительными (не различались статистически), однако были выявлены резкие различия в инвазированности ларвальными формами трематод (всех семейств) *B. inflata* в разных популяциях. Так, например, 32 популяции были инвазированы личинками трематод в среднем на 4.6 ± 0.6 %, в то время как 25 других на 68.4 ± 1.4 %, т. е. различается более чем в 12 раз. В принципе те и другие популяции были в равной степени доступны для дефинитивных хозяев трематод — в основном диких и домашних животных: земноводных, птиц, мелких мышевидных грызунов. Были выявлены популяции моллюсков в бассейнах рек Десна и Сейм, различающиеся по степени зараженности трематодами более чем в 50 раз (от 1—2 % до 76—96 %).

При сравнении инвазированности моллюсков из 17 популяций в течение двух лет было найдено, что она в разные годы не различалась статистически. Важным моментом при этом является практически неизменная низкая инвазированность ряда популяций, составляющая в среднем 2.1 %, а в отдельных популяциях находящаяся на более низком уровне (0.8—1.2 %). Это свидетель-

Т а б л и ц а 1
Инвазированность моллюсков *Bithynia inflata* церкариями трематод в исследованных районах Сумской и Черниговской областях Украины

Церкарии трематод	Средняя инвазированность ими моллюсков (в %)
Стилетные (Xiphidiocercariae) сем.: Plagiorchiidae, Lecithodendriidae	43.2±2.2
Вилкохвостые (Furcocercaria) сем.: Cyathocotylidae, Strigeidae)	30.6±2.4
Одноприсосковые (Monostomata) сем.: Notocotylidae)	19.3±2.3
Плавникогребенчатые (кроме <i>O. felineus</i>) сем.: Opisthorchiidae, Heterophiidae	4.2±0.6
Бесхвостые (Cercariaeа рода <i>Palaeorchis</i>), <i>Opisthorchis felineus</i>	1.3±0.5, 0.7±0.03
Совместные двойные инвазии (без <i>O. felineus</i>)	2.4±1.0
Совместные двойные инвазии (<i>O. felineus</i> и <i>Cercaria helvetica</i>)	0.08
Тройная инвазия (<i>O. felineus</i> , <i>C. helvetica</i> и церкарии типа <i>vivax</i>)	В одном моллюске из 13 600 исследованных

ствует о стабильности общего уровня пораженности моллюсков в популяциях личинками трематод, удерживающейся на протяжении по крайней мере двух-летнего периода.

Анализируя инвазированность моллюсков ларвальными формами описторхиса в конкретных популяциях на фоне общей их пораженности трематодами других видов, было найдено, что особи, инвазированные *O. felineus*, встречаются преимущественно в популяциях, общий уровень инвазированности которых был средним (20—50 %) и ни разу не были обнаружены в популяциях маловос-

Т а б л и ц а 2
Распределение популяций моллюсков *Bithynia inflata* по группам с различной степенью инвазированности трематодами (по материалам исследований 115 популяций в Сумской и Черниговской области Украины)

Группа популяций	Инвазированность трематодами (%)	Число популяций в группе (в % от числа исследованных)
1	До 10	27.8
2 *	10.1—20.0	24.3
3 *	20.1—40.0	26.2
4 *	40.1—70.0	13.0
5	Свыше 70	8.7

П р и м е ч а н и е. * Группы популяций, в которых обнаружены моллюски, инвазированные описторхисами.

приимчивых к инвазиям трематодами (табл. 2, группа 1) или же восприимчивых в принципе, но «перенаселенных» партенитами и церкариями трематод (табл. 2, группа 5). Первые популяции («резистентные») занимают среди общего числа исследованных популяций 28 %, вторые («перенаселенные») — 9 %.

Т а б л и ц а 3

Динамика пораженности моллюсков *B. inflata* церкариями трематод в Среднем Приобье (на примере Каргасокского р-на Томской обл.)

Год проведения исследований	Число исследованных моллюсков	Инвазировано церкариями трематод (в %)					
		<i>O. felineus</i>	стилетьными	вилохвостыми	одноприсосковыми	плавничко-гребенчатыми	двойные инвазии
1972 *	6427	3.5±0.2	1.5±0.1	0.03	0.03	0.5±0.01	0.01
1973 *	6092	2.2±0.1	3.6±0.2	0.5±0.1	0.01	—	—
1974 *	3808	4.1±0.08	5.2±0.9	1.2±0.3	0.2±0.06	—	—
1975 *	3941	1.8±0.07	4.0±0.8	0.02	0.6±0.08	0.2±0.01	—
1976 *	4168	2.4±0.2	2.4±0.2	0.5±0.03	0.08	—	—
1977 *	650	4.2±0.9	2.4±0.7	3.0±0.7	0.5±0.01	—	—
1978	3250	3.9±0.5	2.2±0.3	0.4±0.04	0.4±0.04	0.2±0.02	0.09
1979	550	4.0±0.8	4.6±0.8	2.0±0.5	0.8±0.2	0.4±0.05	0.1±0.01
1984	1810	3.4±0.8	2.3±0.4	0.02	—	—	—
Всего ($M \pm m$)	30682	3.4±0.5	3.1±0.4	0.8±0.2	0.3±0.08	0.1±0.05	0.02

Примечание. Звездочкой отмечены данные тех лет, которые были опубликованы (Беар, 1978).

Моллюски, инвазированные *O. felineus*, встречались в 63 % популяций, остальные 37 % (т. е. более 1/3 популяций) не содержали зараженных *O. felineus* особей. У тех и других популяций при этом имелся равный риск заражения моллюсков, т. е. попадания инвазионного материала (яиц описторхиса) в биотопы. Эти 37 % популяций тем самым, как бы «выклиниваются» из эпизоотического процесса при описторхозе. Причины, обуславливающие такое выклинивание, различны: резистентность подавляющего числа особей в ряде популяций к инвазиям трематодами; перенаселенность некоторых в принципе восприимчивых популяций трематодами разных семейств, у которых большая, чем у *O. felineus* в условиях смешанных или антропоических очагов, вероятность заражения моллюсков в силу большей доступности в сложившихся экологических условиях. В этих случаях отсутствие заражения моллюсков описторхисами, по-видимому, объясняется не только факторами клеточного иммунитета, но и конкуренцией между партенитами трематод разных видов.

В условиях Центрального Приобья картина иная (другая «степень гетерогенности» промежуточного хозяина по признаку восприимчивости к трематодам) (табл. 3). Как можно видеть, зараженность битиний всеми группами трематод в Центральном Приобье значительно ниже, чем в Приднепровье; даже инвазированность наиболее часто встречающимися стилетными и вилохвостыми церкариями, достигая в отдельных биотопах 10—15 %, не превышает в среднем 6 % (в отдельные годы). Вследствие этого популяции не оканчиваются «перенаселенными» партенитами трематод. Возможно допустить, что в Центральном Приобье (по сравнению с Приднепровьем) популяции моллюсков по степени инвазированности партенитами трематод в историческом аспекте были гораздо более выровнены, что неизбежно привело к выравниванию по степени восприимчивости в настоящий отрезок времени. Иначе говоря, в Приобье все (или большинство) популяций специфического промежуточного хозяина способны вос-

принимать инвазию. По-видимому, это одна из эколого-биологических причин, приведшая к формированию именно в Центральном Приобье очага описторхоза высокой напряженности.

Относительно механизмов, регулирующих существование в природе резистентных и восприимчивых популяций, мы сейчас можем говорить только предположительно. Мы убеждены, что среди моллюсков — специфических хозяев — имеются расы, в которых отношение к трематодам (например, резистентность) имеет, в силу каких-то длительное время существовавших изоляционных барьеров, генетическое закрепление в генофонде популяций. Тем не менее резистентность популяций может носить и временный характер (псевдорезистентность, временная резистентность) и являться следствием проявления механизмов саморегуляции популяций на основе иммунитета, вырабатываемого особями в ответ на предшествующую гиперинвазию.

Л и т е р а т у р а

- Беэр С. А. Взаимоотношения паразит — хозяин в системе моллюск—трематода. — Усп. соврем. биол., 1978, вып. 1, с. 143—153.
- Беэр С. А., Герман С. М., Завойкин В. Д., Колесник Е. И., Романенко А. Ф. Распространение моллюсков *Bithynia inflata* и их инвазированность ларвальными формами трематод в очагах описторхоза на левобережных притоках Днепра. — Мед. паразитол., 1984, № 6, с. 18—22.
- Герман С. М., Беэр С. А., Зея О. П. Проблема паразит-хозяинной совместимости у промежуточных хозяев и партенит патогенных для человека трематод (обзор литературы). — Мед. паразитол., 1983, № 2, с. 65—71.
- Семенов И. Н., Кондинский Г. В. О полиморфизме описторхисов внутри их гемипопуляций. — В кн.: Тез. докл. Всес. конф. по природной очаговости болезней. Алма-Ата, Наука КазССР, 1984, с. 144—145.
- Сидоров Е. Г. Природная очаговость описторхоза. Алма-Ата, Наука КазССР, 1983. 240 с.
- Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda — В кн.: Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л. Гидрометеоиздат, 1977, с. 152—174.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции, М., Наука, 1973, 280 с.
- Basch P. F. Intermediate host specificity in *Schistosoma mansoni*. — Exp. Parasitol., 1976, vol. 39, N 1, p. 150—169.
- Baune C. G., Buckley P. M., de Wan P. C. *Schistosoma mansoni*: Cytotoxicity of hemocytes from susceptible snail host for sporocysts in plasma from resistant *Biomphalaria glabrata*. — Exp. parasitol., 1980, vol. 50, N 3, p. 409—416.
- Frandsen F. Discussion of the relationships between *Schistosoma* and their intermediate hosts, assesment of the degree of host-parasite compatibility and evaluation of *Schistosoma* taxonomy — Z. Parasitenk., 1979, Bd 58, N 3, p. 275—296.
- Heyneman D., Faulk W. P., Fudenberg H. H. *Echinostoma lindoense*: Larval antigens from the snail intermediate host *Biomphalaria glabrata*. — Exp. Parasitol., 1971, vol. 29, p. 480—492.
- Richards C. S. Genetic studies of pathologic conditions and susceptibility to infection in *Biomphalaria glabrata* — Ann. N. J. Acad. Sci., 1975, vol. 266, p. 394—420.
- Sturrock B. M., Sturrock R. T. Laboratory studies of the host-parasite relationship of *Schistosoma mansoni* and *Biomphalaria glabrata* from St. Lucia. — Ann. Trop. MED. and Parasitol., 1970, vol. 64, N 3, p. 357—363.
- Wright C. A., Southgate V. R., Ross G. C. Enzymes in *Schistosoma intercalatum* and the relative status of the lower Guinea and Zaire [strains of the parasite. — Int. J. Parasitol., 1979, vol. 9, N 6, p. 523—528.

Институт медицинской паразитологии
и тропической медицины им. Е. И. Марциновского
Минздрава СССР, Москва

Поступила 5 III 1985

HETEROGENEITY OF POPULATIONS OF BITHYNIA
INFLATA DEPENDING ON THE DEGREE OF THEIR
INFECTION WITH TREMATODES IN THE NIDI
OF OPISTHORCHIASIS

S. A. Beer

S U M M A R Y

Results of studies of differences in the infection rate of natural populations of *Bithynia inflata* with trematodes (including *Opisthorchis felineus*) in the nidi of opisthorchiasis in the Sumsk and Chernigov Districts of the Ukrainian SSR and Tomsk District of the RSFSR are given. It has been shown that in the Ukrain over 1/3 of all populations of the specific intermediate host of opisthorchis does not take part in the circulation of the agent due to fundamentally different reasons: resistance to the infection and hyperinfection with parthenites of trematodes.
